Eschmeyer W. W. Dactylopteridae // Smiths' Sea Fishes / Eds. M. M. Smith, P. C. Heemstra.— Capetown, 1986.— 490 p.
Kamohara T. On the offshore boottom fishes of Prov. Tosa, Shikoku, Japan.— Tokyo, 1938.— P. 54—56.
Kamohara T. Revised descriptions of the offshore bottom-fishes of the Prov. Tosa, Shikoku, Japan // Rep. Kochi Univ.— 1952.— N 3.— P. 77.
Kotthaus A. Fische des Indischen Ozeans. A. Systematischer Teil XXI: Diverse Ordnungen. Fam. Dactylopteridae // "Meteor" Forsch.— Ergebn. Reihe D.— 1979.— N 28.— S. 29—30.
Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. / The fishes of the Japanese Archipelago.— Tokyo : Tokay Univ. Press, 1984.— 437 p.
Poss S. G. Dactylopteridae. FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing Area 51) / Eds. W. Fisher, G. Bianchi.— Roma, 1984.— Vol. 2.— (без пагинации).
Smith J. L. B. The Sea Fishes of Southern Africa.— Capetown : Central News Agency, 1953.— 580 p.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 10.06.91

Діагностика риб родини Dactylopteridae (Pisces, Dactylopteriformes) західної частини Індійського океану. Манило Л. Г.— Вестн. зоол., 1992, № 5.— Західна частина Індійського океану (від Південної Африки до півострова Індостан) населена трьома видами родини: *Dactylopterus orientalis, D. macracanthus* та *D. peterseni.* Наводяться порівняльна морфологічна характеристика, дані про особливості забарвлення, уточнення ареалів, глибини мешкання, ключ для визначення видів.

Specific Diagnostics of the Dactylopteridae Fish Family (Pisces, Dactylopteriformes) of the Western Indian Ocean. Manylo L. G.— Vestn. zool., 1992, N 5.— Western part of the Indian Ocean is inhabited by 3 Dactylopterid species: *Dactylopterus orientalis, D. macracanthus* and *D. peterseni.* Data on comparative morphology, colouration peculiarities, range, depth. A key to species.

УДК 599.323.4

И. В. Загороднюк

КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СИСТЕМАТИКА СЕРЫХ ПОЛЕВОК (RODENTIA, ARVICOLINI)

СООБЩЕНИЕ 2. СИСТЕМА КОРРЕЛЯЦИЙ ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ

Триба Arvicolini представлена 74 рецентными видами (54 палеарктическими и 20 неарктическими), представляющих рода *Chionomys, Arvicola, Microtus* s. l., *Lemmiscus* и *Neofiber* в прежнем их понимании. Кариотипическая дифференциация Arvicolini необычайно высока и заметно превосходит таковую в любой другой группе голарктических грызунов. За единичными исключениями все представители трибы имеют уникальные хромосомные числа и межвидовые различия ясно прослеживаются уже на уровне числа и морфологии хромосом.

Цель данной работы — анализ межвидовой изменчивости хромосомных чисел Arvicolini, установление реальных и допустимых пределов и характера их варьирования, анализ сопряженной изменчивости и корреляций. В общей сложности рассматривается 10 количественных оценок кариотипа, их подробное аналитическое и смысловое содержание приведено в первом сообщении (Загороднюк, 1990).

Дополнения к списку видов и их хромосомных чисел

Представленные в предыдущем сообщении материалы нуждаются в некоторых дополнениях, связанных с публикацией новых данных по систематике и кариологии палеарктических Arvicolini.

Так, в последнее время обоснована видовая самостоятельность *Allophaiomys bucharensis,* имеющей редуцированное по сравнению с *A. afghanus* число хромосом — 2n=48, NF=50, X—A, Y—A (Голенищев, Саблина, 1991). Опубликовано также развернутое описание кариотипа *Stenocranius gregalis* (2n=36) и установлено наличие

1—4 В-хромосом и ХО-самок в популяции из Монголии (Ковальская, 1989). Изучены С-окрашенные хромосомы *Microtus fortis*: показано наличие сильно выраженной географической изменчивости числа и размеров С-блоков (Ковальская и др., 1991). Установлены число и локализация Ag-NOR у *Terricola tatricus* (6—8) и *Microtus middendorfi* s. str. (8—12) и определено содержание гетерохроматина еще у 9 видов.

Обосновано объединение в единую группу восточно-палеарктических *Microtus middendorfi* и *M. mongolicus* (2n=50, единые пропорции черепа), которые, в свою очередь, оказались наиболее близкими к группе *"fortis—maximowiczi"* (Загороднюк, Балла, 1990). По характеру распределения вторичных перетяжек и Ag-NOR на хромосомах *M. oeconomus* и *M. montebelli* установлено, что имеющиеся между ними различия могут заключаться в филогенетической фиксации разных NOR при наличии общего спектра латентных NOR. Это свидетельствует о неслучайном совпадении их хромосомных чисел (Загороднюк, 1990), что не позволяет рассматривать *M. montebelli* как представителя группы *"arvalis"* (Громов, Поляков, 1977). Получены также новые данные по генетической дивергенции неарктических *"Microtus"* s 1. и уточнены их систематические отношения (Moore, Janecek, 1990).

Показано, что по структуре хромосомного полиморфизма *Microtus mujanensis* (2n=38, NF=50—52) и *M. evoronensis* (2n=38—40, NF=54—60) необычайно сходны с «материнским» видом *M. maximowiczi* (2n=36—44, NF=52—62) и могут рассматриваться как крайние звенья широкого хромосомного полиморфизма и таксономически интерпретироваться как виды in statu nascendi (Загороднюк, 1990а). Проведена ревизия и опубликованы новые данные по изменчивости кариотипа *Microtus rossiaemeridionalis* (Зима и др., 1991), *M. socialis* (Ахвердян, Ляпунова, 1990), *M. limnophillus* (Малыгин и др., 1990) и *Terricola subterraneus* (Sablina et al., 1989). Для двух хромосомных рас последнего (*dacius* с 2n=52 и *subterraneus* с 2n=54) предполагается видовой ранг (Загороднюк, 1991б). Проведена ревизия данных по изменчивости 46-хромосомных *M. "arvalis"* и обоснована видовая самостоятельность *M. obscurus* (Загороднюк, 1991). Видовой ранг принимается и для двух хромосомных форм мексиканской полевки с 2n=44 (*mexicanus*) и 2n=48 (*mogollonensis*) (см.: Загороднюк, 1991а).

Таким образом, общий список видов и список кариологически изученных видов увеличился на три* (*Allophaiomys bucharensis, Microtus mogollonensis* и *Terricola dacius*), для 2 видов описаны ранее не известные особенности их кариотипов — NORs для *Terricola tatricus* и C-band для *Microtus fortis*, для 4 видов получены новые данные о стабильности их кариотипов (*M. limnophillus, M. rossiaemeridionalis, M. arvalis* и *M. obscurus*), для двух видов описана хромосомная изменчивость (*M. socialis, M. gregalis*), для двух пар видов (*M. middendorfi—mongolicus* и *M. oeconomus—montebelli*) установлена неслучайность совпадения их хромосомных чисел.

С учетом представленных дополнений группа охарактеризована со следующей полнотой. В общей сложности для палеарктических и неарктических представителей трибы установлены (см. табл. 1—3):
— для 63 видов — основные хромосомные числа 2n и NF (а также производные от них показатели метацентричности IMC, P, SI);
— для 49 видов — показатели количественно-размерного разнообразия хромосом (H′, E);
— для 12 видов — размер генома (GS);
— для 29 видов — содержание гетерохроматина (GV);
— для 15 видов — число ядрышкообразующих районов (NOR).

Все данные приводятся в пересчете на стандартный диплоидный набор самки. При оценке степени сопряженности кариотипической и таксономической дифференциации Arvicolini рассматривались таксоны родовой группы (род и подрод). Следует заметить, что система Arvicolini далека от совершенства, и триба представлена большим числом групп как явно завышенного, так и заниженного таксономического ранга. Так,

* Когда статья была подготовлена к печати, вышло полновесное обоснование видовой самостоятельности плоскогорной полевки из группы *Microtus socialis* s. l. (2n=NF=62,00; Ахвердян и др., 1991).

Таблица 1. Хромосомные числа Arvicolini Западной Палеарктики

	Вид	2n	NF	P	SI	IMC	H'	E	GS	HV	NOR
	roberti	54	58	7	62	31	5,6	0,97	-	-	-
1	*gud*	54	58	7	62	31	5,6	0,97	-	-	-
	nivalis	54	56	4	58	30	5,6	0,97	-	20	-
	amphibius	36	72	100	144	29	5,1	0,99	7,6	18	-
2	*scherman*	36	64	78	114	23	-	-	-	-	-
	sapidus	40	68	70	116	27	-	-	-	23	-
3	*agrestis*	50	54	8	58	27	5,3	0,94	9,0	30	10
	cabrerae	54	64	19	76	36	5,6	0,97	-	29	-
	guentheri	54	56	4	58	30	5,7	0,99	-	-	-
	irani	54	56	4	58	30	-	-	-	-	-
4	*socialis*	62	62	0	62	38	-	-	-	28	20
	paradoxus	62	62	0	62	38	5,9	0,99	-	25	-
	transcaspicus	52	54	4	56	28	5,6	0,98	-	-	-
	kermanensis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	rossiaemeridion.	54	56	4	58	30	5,6	0,97	-	24	10
5	*arvalis*	46	84	83	153	39	5,3	0,96	7,7	12	-
	obscurus	46	72	57	113	33	5,3	0,96	-	15	14
?	*kirgisorum*	54	78	44	113	42	5,7	0,99	-	-	-
	tatricus	32	46	44	66	15	4,9	0,98	-	-	6
	multiplex	48	56	17	65	27	5,4	0,97	-	-	-
	dacius	52	60	15	69	31	5,6	0,98	6,9	4	10
	subterraneus	54	60	11	67	32	-	-	-	5	-
	nasarovi	42	58	38	76	24	-	-	-	-	-
6	*daghestanicus*	52	58	12	65	30	5,7	1,00	-	6	10
	majori	54	60	11	67	32	5,7	0,99	-	-	14
7	*gerbei*	54	60	11	67	32	-	-	-	-	-
	savii	54	62	15	71	34	-	-	-	-	-
8	*thomasi*	44	44	0	44	19	5,4	0,99	-	-	-
	duodecimcostatus	62	76	23	93	47	5,9	0,99	6,7	8	-
9	*bucharensis*	48	52	8	56	25	5,5	0,98	-	26	-
	afghanus	58	60	3	62	35	5,8	0,99	-	28	-

Примечание: слева цифрами обозначены: 1 - *Chionomys*, 2 - *Arvicola*, 3 - *Agricola*, 4 - *Sumeriomys*, 5 - *Microtus*, 6 - *Terricola*, 7 - *Parapitymys*, 8 - *Meridiopitymys*, 9 - *Allophajomys*.

многим западноевропейским видам предложены собственные родовые и подродовые названия, тогда как большинство восточных палеарктов и неарктов по-прежнему относят к политипическому роду *Microtus*. В данной работе (табл. 1—3) предпринята попытка развить оригинальную схему таксономии группы (Загороднюк, 1990) и приблизить систему к желаемой одномасштабности.

Изменчивость и характер варьирования хромосомных чисел

Статистические данные по изменчивости 10 анализируемых оценок кариотипов Arvicolini сведены в таблице (табл. 4). На фоне относительной стабильности хромосомных чисел Arvicolidae в пределах Arvicolini большинство показателей изменяется в широких пределах, и в ряде случаев их распределения характеризуются сильно выраженной асимметрией (рис. 1). Пять признаков из 10 анализируемых имеют достоверно отличные от нуля показатели асимметрии.

Так, одни только диплоидные числа серых полевок изменяются от 2n=18 у *Mynomes oregoni* до 2n=62 у *Microtus socialis, Terricola duodecimcostatus* и *Pitymys pinetorum* при модальном для трибы значении 2n=54. То, что модальное 2n резко сдвинуто в сторону верхнего предела его изменчивости, а наибольшие диплоидные числа отмечены у представителей 3 разных родов, свидетельствует о том, что эволюция 2n

Таблица 2. Хромосомные числа Arvicolini Восточной Палеарктики

	Вид	2n	NF	P	SI	IMC	H′	E	GS	HV	NOR
?	*schelkovnikovi*	54	66	22	81	36	5,7	0,99	–	–	12
	sikimensis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1	*irene*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	juldaschi	54	56	4	58	30	5,6	0,97	–	–	14
2	*leucurus*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	millicens	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	musseri	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	*clarkei*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	kikuchii	28	54	93	104	15	–	–	–	–	–
4	*brandti*	34	68	100	136	23	5,0	0,98	–	–	–
5	*mandarinus*	48	56	17	65	27	5,4	0,97	–	–	–
	gregalis	36	54	50	81	19	5,1	0,99	–	–	10
	middendorfi	50	60	20	72	30	5,6	0,99	–	–	12
	mongolicus	50	60	20	72	30	5,6	0,99	–	–	–
	sachalinensis	50	64	28	82	32	5,6	0,99	–	–	–
	evoronensis	40	58	45	84	23	5,1	0,96	–	–	–
	mujanensis	38	52	37	71	20	–	–	–	–	–
6	*maximowiczi*	42	58	38	80	24	5,3	0,98	–	–	–
	fortis	52	66	27	84	34	5,6	0,98	–	–	–
7	*bedfordi*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	montebelli	30	60	100	120	18	4,8	0,98	–	–	4
8	*oeconomus*	30	60	100	120	18	4,8	0,98	6,6	6	6
	limnophilus	38	58	53	89	22	–	–	–	–	–

Примечание: слева цифрами обозначены: 1 - *Neodon*, 2 - *Phajomys*, 3 - *Volemys*, 4 - *Lasiopodomys*, 5 - *Stenocranius*, 6 - *Alexandromys*, 7 - *Proedromys*, 8 - *Pallasiinus*.

(и сопряженных в ним оценок кариотипа) была в определенной мере направленной. Широким размахом изменчивости характеризуются также NF и производные от 2n и NF показатели — IMC, P, SI. Особый интерес представляет изменчивость числа ядрышкообразующих районов. В большинстве групп млекопитающих число NORs невелико и редко превышает 1—2 пары. У серых полевок эти числа велики, как велики и межвидовые различия по ним — от 2—3 пар у *M. oeconomus* до 8—10 пар у *M. socialis* (табл. 1).

Коэффициенты вариации хромосомных чисел изменяются от 96 % для показателя P (процент двуплечих хромосом) до всего лишь 1 % для E (выровненность размерного ряда хромосом). Можно полагать, что высокая вариабельность таких показателей, как P (cv=96 %) и HV (cv=73 %) является статистическим явлением, поскольку сами они определяются в процентах. В таком случае сравнение коэффициентов их вариации с другими оценками будет некорректным.

Немалый интерес представляет изменчивость двух информационных мер разнообразия — H′ (разнообразие по Шеннону) и E (выровненность по Пиелу), рассчитанных на основании измерений всех хромосом. Оба показателя являются производными друг от друга (E=H′/log n, где n — число хромосом). Но, если значения H′ изменяются в широких пределах (4—6 бит), то межвидовые различия по E проявляются только во втором знаке (0,94—1,00). Этот факт примечателен тем, что теоретически допустимые пределы изменения показателя E лежат на интервале E=0—1 (т. е. от сильно выраженных размерных групп до их отсутствия). Очевидно, такое расхождение реальных и допустимых пределов варьирования E связано с малой вероятностью слияния только крупных элементов между собой и/или разделения только мелких хромосом. Не исключено также, что именно с этим явлением связан хорошо

Таблица 3. Хромосомные числа Arvicolini Нового Света

	Вид	2n	NF	P	SI	IMC	H'	E	GS	HV	NOR
?	*miurus*	54	72	33	96	39	5,7	0,99	-	-	-
	pennsylvanicus	46	54	17	63	25	5,4	0,98	6,7	4	-
	townsendii	50	50	0	50	25	5,6	0,99	-	3	-
	canicaudus	24	48	100	96	12	4,6	1,00	-	5	-
	montanus	24	46	92	88	11	4,5	0,98	8,0	13	4
	mogollonensis	44	56	27	71	25	-	-	-	-	-
	mexicanus	48	60	25	75	29	5,4	0,97	-	9	-
1	*oaxacensis*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	quatemalensis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	*oregoni*	18	36	100	72	7	4,1	0,98	6,8	8	-
	californicus	54	66	22	81	36	5,7	0,99	6,6	6	-
3	*pinetorum*	62	66	6	70	41	5,9	0,99	-	-	-
	ochrogaster	54	68	26	86	37	5,7	0,99	7,3	7	-
4	*umbrosus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	richardsoni	56	62	11	69	35	5,7	0,98	-	0	-
	xanthognathus	54	62	15	71	34	-	-	-	-	-
5	*longicaudus*	56	96	71	165	54	5,7	0,98	7,2	0	-
	chrotorrhinus	60	64	7	68	38	-	-	-	-	-
6	*curtatus*	54	58	7	62	31	5,7	0,99	-	12	-
7	*alleni*	52	56	8	60	29	5,6	0,98	-	20	-

Примечание: слева цифрами обозначены: 1 - *Mynomes*, 2 - *Chilotus*, 3 - *Pitymys*, 4 - *Orthriomys*, 5 - *Aulacomys*, 6 - *Lemmiscus*, 7 - *Neofiber*.

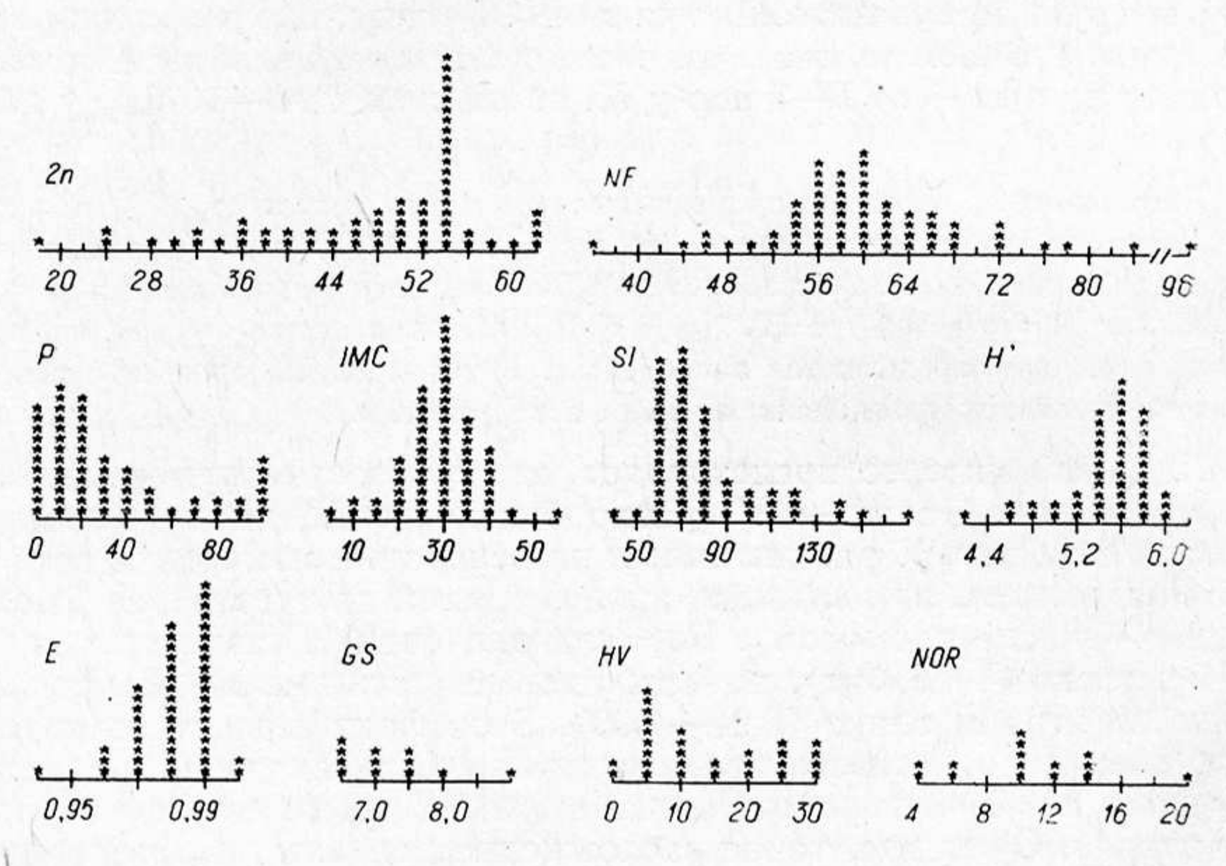


Рис. 1. Гистограммы распределения хромосомных чисел Arvicolini, построенные на основании данных, содержащихся в табл. 1—3.

Таблица 4. **Изменчивость оценок кариотипа Arvicolini**

Оценка	n	min—max	Среднее	Вариация	Мода	Асимметрия	Распределение
2n	63	18—62	47,6	21,3 %	54	—0,99±0,30	А
NF	63	36—96	60,3	15,3 %	58	0,95±0,30	А
P	63	0—100	32,1	99,9 %	10	1,09±0,30	А
SI	63	44—165	79,9	32,0 %	70	1,49±0,30	А
IMC	63	7—54	29,1	29,1 %	30	—0,09±0,30	Н
H′	49	4,1—5,9	5,44	7,0 %	5,5	—1,52±0,34	А
E	49	0,94—1,00	0,98	1,2 %	0,99	—0,58±0,34	А
GS	12	6,6—9,0	7,26	9,9 %	6,5	1,20±0,64	Н
HV	29	0—30	13,6	71,2 %	10	0,36±0,43	Н
NOR	15	4—20	10,4	41,2 %	10	0,32±0,58	Н

Примечание: Н — нормальное распределение; А — отличное от нормального.

известный феномен дифференциальной спирализации митотических хромосом: более крупные элементы набора спирализуются не только абсолютно, но и относительно сильнее, что приводит к выравниванию размерного ряда.

Взаимосвязи хромосомных чисел

Характер взаимосвязей исследуемых показателей определялся аналитически и эмпирически. В первом случае исследовалась степень сопряженности между ними, для чего были рассчитаны коэффициенты корреляции рангов и составлена корреляционная матрица (табл. 5). Наглядное представление о структуре связей хромосомных чисел дает следующая фенограмма (рис. 2).

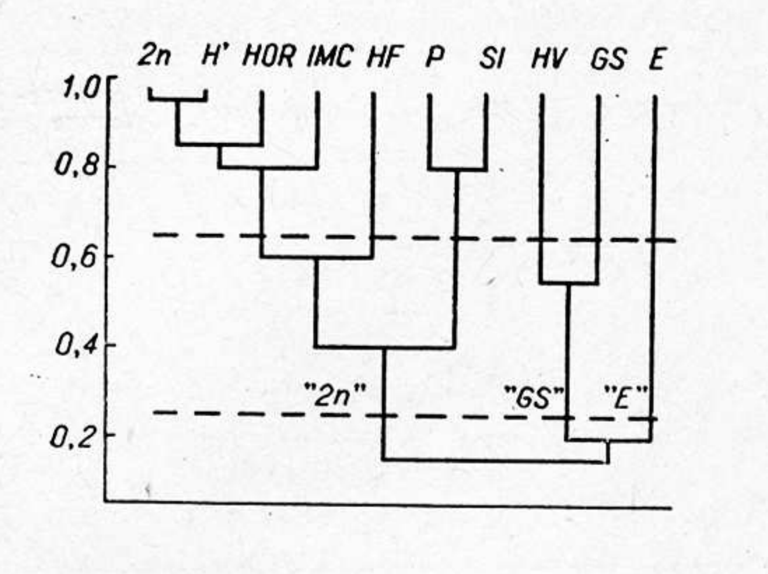
Как видно, уже на уровне r=0,2—0,3 исследуемые признаки распадаются на три плеяды — «**2n**» (2n, NF, H′, IMC, P и SI), «**GS**» (GS и HV) и «**E**» (E). Это означает, что для краткой характеристики кариотипа того или иного вида Arvicolini достаточно представить данные по одному из признаков этих плеяд, каждый из которых интегрирует в себе другие скоррелированные с ним оценки. Если в качестве таковых выбрать указанные ведущие, то они позволят охарактеризовать: 2n — морфологическую сложность кариотипа, GS — его генетическую «емкость»; E — выраженность размерных групп.

При необходимости более подробной характеристики кариотипа можно остановиться на 6 признаках, входящих в разные корреляционные плеяды на уровне r=0,6. В этом случае из плеяды «2n» выделяется две подплеяды — «NF» и «SI» (P, SI), а из «GS» — «HV».

Таблица 5. **Значения коэфициентов ранговой корреляции Спирмена между исследованными хромосомными числами**

Оценка	2n	NF	P	SI	IMC	H′	E	GS	HV	NOR
2n		0,43	—0,68	—0,37	**0,88**	**0,95**	0,23	**—0,16**	0,12	**0,80**
NF	63		0,23	0,59	**0,74**	0,46	0,17	0,01	—0,01	0,57
P	63	63		**0,90**	—0,36	—0,53	0,02	—0,01	—0,32	—0,59
SI	63	63	63		0,00	—0,20	0,13	0,06	—0,30	—0,35
IMC	63	63	63	63		**0,83**	0,21	**0,01**	0,05	**0,88**
H′	49	49	49	49	49		0,47	**—0,27**	—0,03	**0,76**
E	49	49	49	49	49	49		—0,36	—0,30	0,06
GS	12	12	12	12	12	11	11		0,66	0,25
HV	29	29	29	29	29	26	26	**12**		0,46
NOR	15	15	15	15	15	13	13	**4**	8	

Примечание: в нижнем треугольнике матрицы указано число пар сравнений. Полужирным выделены r>0,7.



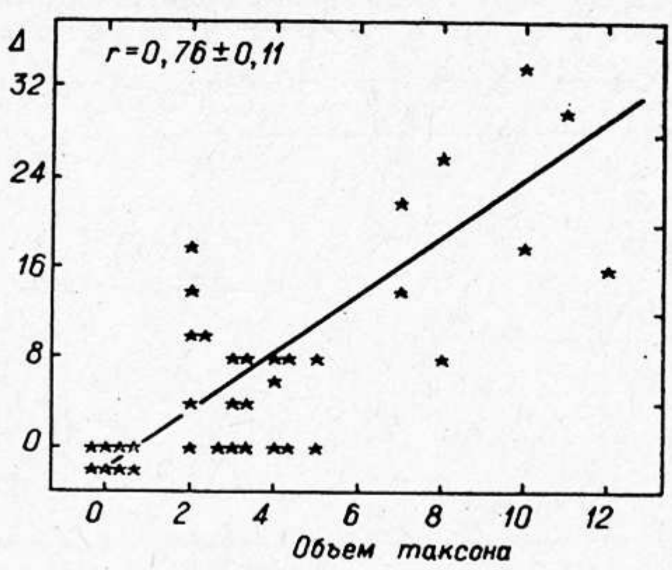


Рис. 2. Структура корреляционных отношений хромосомных чисел Arvicolini. У основания ветвей кластер-диаграммы указаны названия корреляционных плеяд.

Рис. 3. Размах изменчивости 2n (Δ=max—min) в различных по объему таксонах родовой группы.

Существование корреляционных плеяд в комплексе 10 исследованных хромосомных чисел легко объяснимо и является отражением закономерностей эволюции кариотипа и его свойств. Так, высокий уровень скоррелированности в паре GS—HV является прямым следствием (равно как и свидетельством) того, что изменения размера генома у грызунов происходят главным образом за счет изменений количества гетерохроматина (Gamperl et al., 1982). Необычайно тесная связь показателей 2n—NORs (Загороднюк, 1991a) определяется, очевидно, преимуществами слияния хромосом по местам локализации NOR.

В комплексе «2n» связи между признаками определяются ограничением числа степеней свободы **(табл. 6), что следует из соотношения:** 2n<NF<2(2n). Значение NF не может выходить за указанные пределы логических возможностей, в связи с чем оба эти показателя (2n и NF) и производные от них IMC, P, SI всегда будут входить в единую корреляционную плеяду при условии широкой изменчивости уже одного только числа хромосом. Высокая связь энтропийного показателя H′ с 2n позволяет рассматривать 2n как эквивалент количества информации и показатель морфологического разнообразия кариотипа.

Обсуждение

Очевидно, что многие признаки кариотипа входят в единые корреляционные плеяды, и, к тому же, распределения большинства из них характеризуются сильно выраженной асимметрией. Исходя из этого, следует признать, что эволюционные преобразования кариотипа полевок взаимосвязаны и строго канализированы.

У. Моди провел анализ хромосомно дифференцированных форм Arvicolidae Нового Света, используя в качестве внешней группы хомячков рода *Peromyscus* и установил наличие 23 общих для них групп сцепления (=«базисных хромосом» по Агаджанян, Яценко, 1984) плюс пара половых хромосом (Modi, 1987). Следовательно,

Таблица 6. **Значения показателей, производных от 2n в зависимости от степени метацентричности кариотипа**

Тип набора хромосом	NF	P (2n/NF)—1	SI NF(NF/2n)	IMC 2n×NF
Акроцентрический: NF=2n	2n	0	2n	$(2n)^2$
Метацентрический: NF=2(2n)	2(2n)	1	4(2n)	$2(2n)^2$

эволюция хромосомных чисел арвиколин могла происходить в обоих направлениях от значения 2n=48. Однако, автор не отметил, что у *Peromyscus* всего 48 хромосом и, следовательно, такой вывод некорректен.

По критерию «обычное—исходное» предковый кариотип Arvicolini может быть охарактеризован следующими значениями (см. рис. 1): 2n=54, NF=58 (X-хромосома и наименьшая пара аутосом двуплечие), SI=70, E=0,99, GS=6,5, HV=5, NOR=10. Следовательно, основными тенденциями в эволюции хромосомных наборов серых полевок можно признать редукцию числа хромосом (2n), увеличение индекса метацентричности (SI), увеличение степени разноразмерности хромосом (E), увеличение размера генома (GS) и содержания гетерохроматина (HV).

Чтобы достичь существующей степени кариотипической дифференциации при указанных «стартовых» значениях, вся дальнейшая эволюция кариотипа в группе должна была определяться преимущественным возникновением различного рода транслокационных слияний хромосом и перицентрических инверсий. Одним из вероятных механизмов этого процесса могли быть NOR-транслокации и появление в составе хромосомного набора крупных пар аутосом (Загороднюк, 1990; 1991б).

Действительно, из 141 перестройки, различающих кариотипы 22 неарктических Arvicolidae, частота более 10 % определена для центрических (27 %) и тандемных (14 %) слияний хромосом, перицентрических инверсий (13 %) и центромерных транспозиций (12 %) (Modi, 1987). Формально сходные кариотипы *Arvicola amphibius* (2n=36) и *«Microtus» eoconomus* (2n=30—34) образованы в результате различных комбинаций хромосом исходно общего кариотипа с 2n=54—56 (Агаджанян, Яценко, 1984). Исходное 2n=54 предполагается и в других реконструкциях, в частности основанных на сравнении иберийских *Chiomomys — Microtus — Arvicola* (Burgos et al., 1989).

Для определения темпов хромосомной эволюции сопоставлены пределы изменчивости 2n в таксонах разного объема. Рассмотрены только группы родового и подродового ранга (см. табл. 1—3). Как следует из представленных на графике данных (рис. 3), между этими двумя показателями существует неслучайная связь. Степень кариотипической дифференциации группы (о которой достаточное представление дает такая генерализованная оценка как 2n) прямопропорциональна ее объему: при увеличении объема таксона на 1 вид Δ2n увеличивается на 2. Учитывая направленный характер эволюции 2n у полевок, можно утверждать, что в среднем каждый новый вид имеет по отношению к «материнскому» как минимум редуцированное на одну пару число хромосом. Это свидетельствует о предоминировании в эволюции группы хромосомного пути таксономической дифференциации.

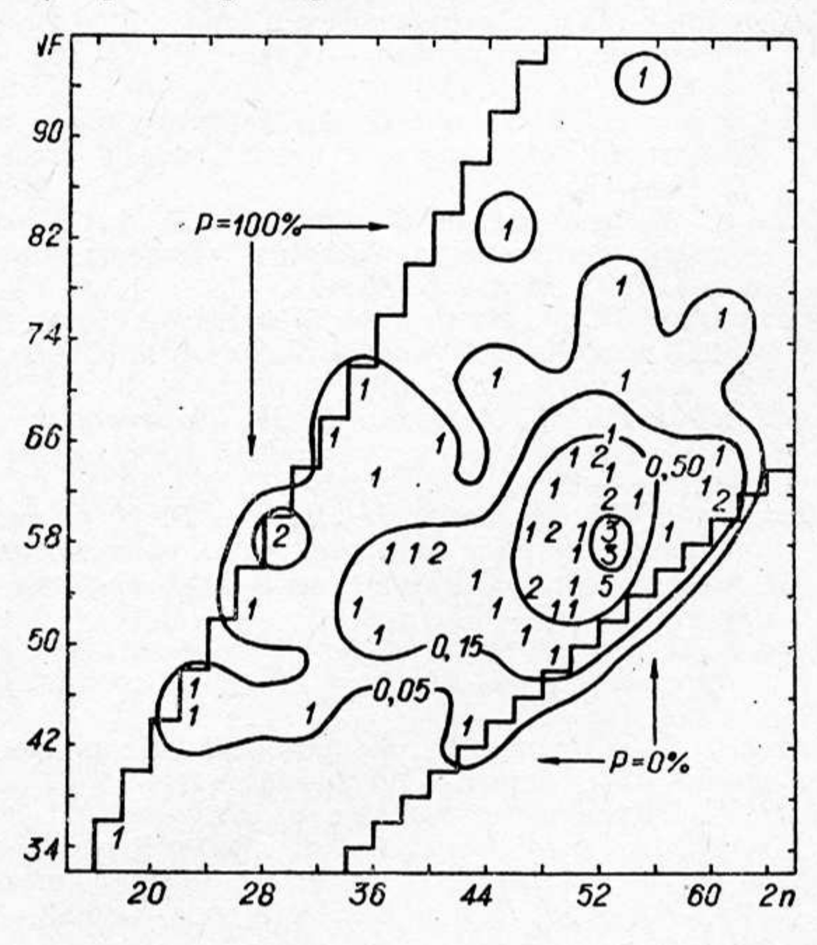


Рис. 4. Полигон распределение хромосомных чисел Arvicolini. Изолинии плотности распределения видов построены по результатам 3-кратного 2-мерного сглаживания графика.

В общем спектре изменчивости хромосомных чисел Arvicolini очевидно существуют стабильные и неустойчивые значения. Несомненно устойчивыми являются кариотипы, имеющие 2n=54 и более. Характер распределения видовых характеристик в пространстве координат 2n—NF (рис. 4) позволяет заключить, что существует и нижний предел изменчивости, при котором одновременное уменьшение числа хромосом и увеличение индекса метацентричности кариотипа также приводит к «замораживанию» его морфологии. Вместе с тем этот нижний предел достаточно широк, и в действительности имеется целый веер направлений эволюционных преобразований в сторону P=100 % с узловой точкой 2n=54 и NF=58, совпадающей с обозначенным выше «предковым» кариотипом.

Я искренне признателен проф. Н. Н. Воронцову и В. Н. Хоменко за ценные замечания, высказанные при просмотре рукописи статьи и помощь в компьютерной обработке информации.

Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Сб. Тр. зоомузея Моск. ун-та.— 1984.— 22.— С. 135—190.

Ахвердян М. Р., Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. О видовой самостоятельности плоскогорной полевки Шидловского — Microtus schidlovskii, Argyropulo 1933 (Rodentia, Cricetidae) из западной Армении // Биол. журн. Армении.— 1991.— **44**, № **4**.— С. 260—265.

Ахвердян М. Р., Ляпунова Е. А. Дивергенция кариотипа Microtus socialis schidlovskii Argyropulo, 1933 в Армении // Эволюц. и генетич. исслед. млекопит.— Владивосток, 1990.— Ч. 2.— С. 63—64.

Голенищев Ф. Н., Саблина О. В. К систематике афганской полевки Microtus (Blanfordimys) afghanus // Зоол. журн.— 1991.— **70**, № 7.— С. 98—110.

Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae).— Л. : Наука, 1977.— 504 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 8).

Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia. Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // Вестн. зоологии.— 1990.— № 2.— С. 26—37.

Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость в комплексе Microtus maximowiczi: поиск закономерностей и таксономия // Эволюц. и генетич. исслед. млекопит.— Владивосток, 1990а.— Ч. 2.— С. 9—11.

Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы Microtus arvalis (Rodentia): таксономическая оценка // Вестн. зоологии.— 1991.— № 1.— С. 36—45.

Загороднюк И. В. Пространственно-кариотипическая дифференциация серых полевок (Arvicolini, Rodentia) // Зоол. журн.— 1991а.— **70**, вып. 1.— С. 99—110.

Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика.— Киев, 1991б.— 64 с.— (Ин-т зоологии АН Укр./Препр. № 10.91).

Загороднюк И. В., Балла И. А. Морфометрия и систематика Microtus Восточной Палеарктики // Эволюц. и генетич. исслед. млекопит.— Владивосток, 1990.— Ч. 2.— С. 154—155.

Зима Я., Загороднюк И. В., Гайченко В. А., Жежерина Т. О. Полиморфизм и хромосомная изменчивость Microtus rossiaemeridionalis (Rodentiformes) // Вестн. зоологии.— 1991, № 4.— С. 48—53.

Ковальская Ю. М. Изменчивость кариотипа узкочерепной полевки Microtus (Stenocranius) gregalis (Rodentia, Cricetidae) из Северной Монголии // Зоол. журн.— 1989.— **68**, вып. 10.— С. 77—84.

Ковальская Ю. М., Анискин В. М., Картавцева И. В. Географическая изменчивость по С-гетерохроматину восточной полевки Microtus fortis (Rodentia, Cricetidae) // Там же.— 1991.— **70**, И 12.— С. 97—104.

Малыгин В. М., Орлов В. Н., Яценко В. Н. О видовой самостоятельности приозерной полевки Microtus limnophilus, ее родственных связях с полевкой-экономкой M. oeconomus и распространении этих видов в Монголии // Там же.— 1990.— **69**, № 4.— С. 115—127.

Burgos M., Jiménez R., Guardia (Diaz de la) R. Comparative study of G- and C-banded chromosomes of five species of Microtidae // Genetica (Ned.).— 1988/1989.— **78**, N 1.— P. 3—12.

Gamperl R., Ehmann Ch., Bachmann K. Genome size and heterochromatin variation in rodents // Genetica.— 1982.— **58**, N 3.— P. 199—212.

Modi W. Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia) // Syst. Zool.— 1987.— **36**, N 2.— P. 109—136.

Moore D. W., Janecek L. L. Genic relationship among north american Microtus (Mammalia: Rodentia) // Ann. Carnegie Mus.— 1990.— **59**, N 3.— P. 249—259.

Sablina O. V., Zima J., Radjabli S. I. et al. New data on karyotype variation in the pine vole, Pitymys subterraneus (Rodentia, Arvicolidae) // Vestn. cs. Spolec. zool. (Praha).— 1989.— **53**.— P. 295—299.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 20.04.91

Мінливість каріотипу та систематика сірих нориць (Rodentia, Arvicolini). Повідомлення 2. Система кореляцій хромосомних чисел. І. В. Загороднюк. Вестн. зоол., 1992, № 5.— Подається узагальнююча таблиця таксономічних відношень і хромосомних чисел Arvicolini. За результатами аналізу мінливості та корреляцій 10 кількісних оцінок каріотипу у 63 видів стверджується, що еволюція каріотипу у цій групі каналізована і за анцестральний можна вважати каріотип з 2n=54, NF=58 (X—m, Y—a) та розміром геному GS=7,0 pg. Основними напрямками його еволюції були зменшення числа хромосом, числа ядерцевих організаторів та частки двоплечих хромосом, розміру генома та його гетерохроматинової частки. В цілому збільшення обсягу таксонів на 1 вид супроводжується збільшенням розмаху мінливості 2n на 2, що свідчить про переважно хромосомний тип формоутворення в трибі Arvicolini.

Karyotypic Variability and Systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 2. Correlation Pattern of Chromosomal Numbers. I. V. Zagorodniuk. Vestn. zool., 1992, N 5.— A summarized table of taxonomic relations and karyotypic characters of 63 Arvicolini species is given. Statistic analysis of interspecific variations of 10 numerical karyotype parameters depicted a considerable variability and asymmetry in their distribution. All characters formed 3 correlation clusters: "morphological diversity" (2n, NF and derivative metacentric indexts; H'), "genetical capacity" (genome size, heterochromatin value) and "expression of size groups" (E, Pielou's equality). Wide variability, asymmetry and high correlations of most parameters are in favour of assumption of their strictly directed evolution. Chromosomal set with 2n=54, NF=58 (X—m, Y—a), GS=7,0 pg, HV=5 %, NOR=10, lack of sipe groups (E=0.99) is suggested to be an ancestral for Arvicolini. Such karyotype is evolutionary most stable and general trends of its evolution are expressed through chromosome and NOR numbers decrease, biarmed chromosome numbers, genome size and heterochromatine value increase. Generally, increase of a taxon content for one species increases variability range in 2n for 2 chromosomes.

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

Влияние лекарственного препарата фиолетовый К на биохимические показатели рыб при эктопаразитозах / Куровская Л. Я.— 21 с.— Библиогр. 26 назв.— Деп. в ВИНИТИ 12.12.91 № 4590—В 91.

В лабораторных условиях изучали влияние препарата фиолетовый К (0,01 мг/л, 48 ч; 0,5 мг/л, 24 ч; 10 мг/л, 30 мин) на уровень белка и активность щелочной и кислой фосфатазы в сыворотке крови, слизи кожи и жабрах карпов (сеголетки и годовики) при одноразовой обработке. При дозе 0,01 мг/л уменьшается количество эктопаразитов, а биохимические показатели не изменяются. При дозе 0,5 мг/л численность эктопаразитов также снижается и происходит изменение уровня белка в слизи кожи и активность щелочной фосфатазы в жабрах. При дозе 10 мг/л отмечены достоверные изменения биохимических показателей. Установлено также, что во избежание возобновления численности эктопаразитов целесообразно проводить повторную обработку рыб не позже, чем через 2 недели после первой. При этом необходимо использовать более низкие концентрации препарата при длительном его воздействии.